Vestnik zoologii, **39**(3): 59—71, 2005

УДК 595.767.29(477)

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) ФАУНЫ УКРАИНЫ

Л. С. Черней, А. В. Прохоров, А. А. Белов

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 16 июля 2003

Особенности морфологии жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны Украины. Черней Л. С., Прохоров А. В., Белов А. А. — Приведены оригинальные данные по морфологии жуков-чернотелок, которые станут основой для выяснения вопросов эволюции и филогении семейства, а также будут использованы для построения современных определителей. Изучены 102 вида, относящиеся к 54 родам и 29 трибам жуков-чернотелок, обитающих на территории Украины.

Ключевые слова: жуки-чернотелки, морфология, фауна, таксономия, Украина.

Peculiarities of Morphology of Darkling Beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of the Fauna of Ukraine. Cherney L. S., Prokhorov A. V., Belov A. A. — Original data on the morphology of tenebrionid beetles are presented and discussed. These data can be used to distinguish the questions of evolution and phylogeny of the family Tenebrionidae. New morphological characters can be used for modern identification keys of darkling beetles. One hundred two species belonging to 54 genera and 29 tribes of darkling beetles of the fauna of Ukraine were studied.

Key words: tenebrionid beetles, morphology, fauna, taxonomy, Ukraine.

Введение

Жуки-чернотелки, по данным О. Л. Крыжановского (1965), исходно лесные насекомые. В дальнейшем многие виды приспособились к обитанию в экстремальных условиях открытых пространств и синантропному образу жизни, что сказалось на их морфологии. Изучению морфологических особенностей чернотелок посвящен ряд работ (Doyen, 1966; Медведев 1968, 1990, 2001 и др.). Однако до настоящего времени не существует исчерпывающей информации по этому вопросу.

В статье представлены в основном оригинальные материалы, полученные при изучении чернотелок, обитающих на территории Украины.

Материал и методы

Основой исследования стали материалы коллекций Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Зоологического института РАН (С.-Петербург) и Зоологического музея Московского госуниверситета им. М. В. Ломоносова.

Фиксацию жуков проводили уксусно-этиловым эфиром, 80%-ным этиловым спиртом с добавкой глицерина. Исследование отдельных структур проводили при увеличении в 70—320 раз. Длину головной капсулы, тергитов и стернитов жуков измеряли вдоль середины. Морфологию антенн, частей ротового аппарата, кожного покрова и других органов изучали по временным микроскопическим препаратам. Мезококсальную область у видов с замкнутой тазиковой впадиной исследовали путем препарирования. Если ее препарирование не проводили, то использовали выражение «трохантин не виден снаружи».

Результаты и обсуждение

Жуки-чернотелки в фауне Украины представлены 102 видами, относящимися к 54 родам и 29 трибам. Длина тела жуков составляет от 1,5—2,0 [*Pentaphyllus testaceus* (Hellwig, 1792)] до 29—37 [*Blaps gigas* (Linnaeus, 1767)] мм. Тело

удлиненное, сильно выпуклое (Blaptini, Pimeliini) или уплощенное (Belopini). В зависимости от очертаний его боковых, переднего и вершинного краев рассматривают удлиненно-овальное (Platyscelidini), параллельностороннее (Triboliini, Hypophloeini), эллипсовидное [*Scaphidema metallicum* (Fabricius, 1792)], веретеновидное (Adeliini, Stenosini), шаровидное (Pimeliini) или расширяющееся к заднему краю (Tenebrionini) тело. Самки часто крупнее самцов.

Внешне чернотелки отличаются друг от друга также по окраске, скульптуре и опушению покровов. Почвенные обитатели окрашены главным образом в черный или темно-бурый цвет, лесные виды ярко окрашены (*Uloma*, *Diaperis*) или имеют металлический блеск (*Helops*, *Scaphydema*).

Скульптура тела включает в себя всевозможные образования на его поверхности (пунктировка, зернистость, морщины, бороздки, выросты, кили, вдавления, бугорки). Пунктировка — это точечные ямковидные образования. При большом увеличении различаются круглые неглубокие точки (простая пунктировка); глубокие круглые или многогранные плоскодонные ямки; ямки с гранулой на дне (грануловидные точки); ямки со щетинкой на дне (щетинконосные точки); точки с шагренированным дном. Грануловидные образования могут нести щетинку на вершине, сбоку или у основания. Если гранулы усечены с одной и той же стороны, пунктировка характеризуется как рашпилевидная. Точки могут быть расположены равномерно и неравномерно. Редкая пунктировка называется рассеянной. Густо расположенные точки, сливаясь, образуют морщины. Пунктировка из крупных и мелких точек называется двойной. Пространство между точками может быть гладким и блестящим или шагренированным.

Щетинки на поверхности тела могут быть длинными и едва заметными при большом увеличении, густыми и редкими, тонкими шелковистыми (волоски), средними (крепкие) и грубыми (шиповидные), прилегающими и торчащими. Уплощенные прилегающие щетинки характеризуются как чешуевидные или чешуйки. Тело жуков-чернотелок может быть совершенно голым (Tentyriini, Triboliini), полностью покрытым мелкими щетинками (Asidini, Leichenini), только сверху голым, снизу — опушенным (Trachyscelini, Phaleriini, Belopini). Щетинки, покрывающие горло, виски и затылок, всегда направлены вперед.

Жесткость тела в необходимых условиях создают задние углы переднеспинки, ее основание, переднегрудной отросток, основание надкрылий, скутум, скутеллум и стернит среднегруди. Так, у ряда нелетающих видов основание надкрылий и скутеллум сильно погружены под основание переднеспинки (Pedinini, Blaptini, Platyscelidini). Скутум у них широкий и короткий. Основание переднеспинки почти прямое, ее задние углы прямые или тупые. Если основание переднеспинки и ее углы закругленные, тогда основание скутума длинное и служит для ее упора (Stenosini, Belopini). При выступающем за задний край переднегруди отростке стернита стернит среднегруди имеет желобовидное углубление.

Голова чернотелок гипогнатического типа. Ее наибольшая ширина может быть посередине глаз, перед ними или позади них.

Наличник (clypeus) у многих видов частично или полностью покрывает ротовые органы сверху. Он расположен в основном в одной плоскости с остальной поверхностью головы, у ряда видов — вдавлен по отношению к ней. Поверхность наличника может быть плоской, выпуклой, редко с поперечным килевидным выпячиванием (*Trachyscelis aphodioides* Latreille, 1809, *Alphitophagus bifasciatus* Say, 1823) или с коническими бугорками по бокам [*Oplocephala haemorrhoidalis* (Fabricius, 1787)]. Форма наличника зависит от очертания переднего края и расположения ограничивающих его геноклипеальных и фронтоклипеального швов. Передний край наличника может быть дуговидно или угловидно выемчатым, прямым, дуговидно или угловидно выступающим. Для наибольшего

количества видов характерен наличник с дуговидно выемчатым передним краем (Tenebrionini, Blaptini, Belopini, Asidini, Alphitobiini, Ulomini, Adeliini, Stenosini, Toxicini, Pimeliini и др.). Наличник с глубокой треугольной вырезкой и двумя закругленными лопастями распространен среди видов триб Opatrini, Dendarini, Pedinini, Melanimonini, Leichenini. Для большинства видов, обитающих в среде легкого механического состава (зерно, зернопродукты, песчаные почвы, трухлая древесина), характерен наличник с прямым передним краем [(Triboliini, Phaleriini, Diaperini (часть), Ulomini (часть)].

У представителей триб Helopini, Platyscelidini, Hypophloeini и др. наличник также срезан прямо, но его торцевая поверхность покрыта редкими, направленными вперед щетинками, или щетинки расположены только у боковых краев. Угловидно выступающий наличник характерен для трибы Gnathocerini, многих Tentyriini. У видов последней трибы наличник имеет глубокие вырезки по бокам, вследствие чего основания верхних челюстей лежат открыто. Оригинальное строение имеет наличник у *Cossyphus tauricus* Steven, 1829; в его глубокой трапециевидной вырезке помещается почти вся верхняя губа. Бортиковидно приподнятый передний край наличника характерен для Bolitophagini, обитающих главным образом в плотном теле грибов-трутовиков.

Боковые края наличника граничат со щеками, от которых отделены геноклипеальными швами. Фронтоклипеальный шов разграничивает наличник и лобный склерит. Фронто- и геноклипеальные швы могут состыковываться друг с другом под прямым или тупым углом или имеют дуговидную форму. У большинства видов семейства все швы хорошо выражены. Однако у видов триб Akidini, Stenosini, Tentyriini, Pimeliini, Phaleriini, Trachyscelini, Ulomini (часть), Triboliini (часть), Pedinini (часть) выражены только геноклипеальные швы, лоб и наличник внешне не разграничены. У видов *A. bifasciatus* и *Pedinus tauricus* Mulsant et Rey, 1853, наоборот, выражен только фронтоклипеальный шов. Внешне бесшовно наличник слит с окружающими склеритами у *Ammobius rufus* (Lucas, 1849), *Tribolium destructor* Uyttenboogaart, 1933, *Belopus rufipes* (Gebler, 1833). У видов *Diaperis boleti* (Linnaeus, 1758) и *Odocnemis perplexus* (Méntériés, 1849) все швы внешне обозначены вдавлением, а у *Pimelia subglobosa* (Pallas, 1781) вдавление имеется только по фронтоклипеальному шву. Если передние края щек отделены от наличника, как у *A. bifasciatus*, то геноклипеальные швы вовсе отсутствуют.

Лобный склерит (frons) расположен между глазами, щеками и наличником. У ряда видов он ограничен вдавлением спереди. Поверхность лба выпуклая или плоская. У видов триб Tentyriini, Bolitophagini, а также *Scleropatrum hirtulum* Baudi, 1876, *Tribolium castaneum* (Herbst, 1797), *T. destructor* лоб несет продольные кили, находящиеся у верхних краев глаз. 2 параллельных киля, расположенных продольно, посередине лобной поверхности, развиты у обоих полов *A. bifasciatus* и самок *Cryphaeus cornutus* (Fischer-Waldheim, 1823). У *Gnathocerus cornutus* (Fabricius, 1798) лоб снабжен 2 клиновидными выростами, у *Platydema dejeani* Laporte de Castelnau et Brullé, 1831 – 2 коническими бугорками. У *O. haemorhoidalis* и самцов *C. cornutus* на границе темени и лба расположено 2 длинных выроста, причем у *C. cornutus* темя между ними вдавлено.

Щеки расположены впереди глаз, они имеют весьма разнообразное строение. Для большинства видов семейства характерны плоские или едва выпуклые сверху щеки. Выпуклые щеки свойственны представителям триб Helopini, Opatrini, Bolitophagini, Stenosini, Leichenini, Tenebrionini (часть), Alphitobiini (часть). Для ряда видов из триб Akidini, Diaperini, Gnathocerini, Triboliini, Asidini, обитающих в толще сыпучего или рыхлого субстрата, характерны бортиковидные щечные склериты. Мозолевидно выпяченные щеки над основаниями антенн характерны для видов из родов *Cossyphus, Laena, Gnathocerus.* Боковой край головы

на границе щеки и наличника иногда образует выемку. У видов трибы Crypticini и *P. dejeani* щеки и наличник слиты плавно, образуют плоский полуовал. В отдельных случаях передний угол щеки ограничивает наличник сбоку, достигая его переднего края или выходя за него (Toxicini, Gnathocerini), или же отделен от него и загнут вверх (*A. bifasciatus*). Задний край щеки функционально обеспечивает защиту глаза от механического воздействия субстрата; он может быть тупым или угловидным, сильнее или слабее вклинившимся в его поверхность.

Глаза имеют разные размеры, форму и расположение. Для видов, обитающих в толще субстрата или использующих его для укрытия, характерно полное срастание щечного угла с височным краем, в результате чего глаз полностью разделяется на верхнюю и нижнюю части (Pedinini, Toxicini, Bolitophagini, *Dichillus formicophilus* Breit, 1914), или же они соединены между собой очень тонкой перемычкой [Opatrini, Melanimonini, Dendarini, Gnathocerini, *Alphitobius laevigatus* (Fabricius, 1781)]. Форма частей глаза может быть округлой, овальной, треугольной, клиновидной. Для группы видов, развивающихся в теле грибов-трутовиков, рыхлой древесине, зерне (Diaperini – часть, Cataphronetini, Ulomini, Triboliini, Alphitobiini) характерны почковидные глаза с глубоковыемчатым передним краем, так как щечный угол чаще всего вклинивается на 1/3—1/2 их продольного сечения. При значительно развитых щечном и височном углах глаза имеют вид дуговидной «восьмерки» (Tenebrionini).

Представители триб Blaptini, Tentyriini, Platyscelidini, Pimeliini, Leichenini, Phaleriini, Diaperini (часть) имеют выпуклые, едва суженные посередине глаза. Выпуклые, дугообразно изогнутые глаза имеют представители видов из триб Helopini, Asidini, Akidini. Круглые полушаровидные глаза характерны для Belopini, Adeliini и видов рода *Palorus*. Щечный угол у видов рода *Palorus* хорошо развит, но расположен выше глаза. Сильно редуцированы глаза у *A. rufus*, обитающего в толще песчаных почв. Они выглядят как едва развитая серповидная полоска, расположенная у основания щечного угла. Оригинальная Г-образная форма глаз отмечена у вида *Stenosis punctiventris* (Eschscholtz, 1831). У большинства видов чернотелок глаза голые, однотонной окраски. У *Leichenum pictum* (Fabricius, 1801) они покрыты чешуйками, у *C. tauricus* снизу и сверху – мелкими щетинками. У Trachyscelini глаза ограничены щетинками снизу и сверху, у Pedinini, Dendarini, Pimeliini задний край глаза ограничен рядом коротких щетинок, вершинами направленных к глазу.

Виски у большинства видов слабо сужены к шейному отделу, у некоторых видов – почти параллельносторонние или сильно дуговидно выступающие.

Горловой склерит (gula) ограничен четко выраженными швами. У большинства видов он широкотреугольный, резко сужен к переднему краю. Узкотреугольный горловой склерит у видов Bolitophagini, Phaleriini, а также у *D. boleti*, *Tentyria momas taurica* Tauscher, 1812; в виде слабо сужающейся к переднему краю полосы – у видов рода *Tribolium*, *Alphitobius diaperinus* (Panzer, 1797), *Pentaphyllus chrysomeloides* (Rossi, 1792), *T. nomas*; почти параллельносторонний – у *T. aphodioides*. У видов триб Cataphronetini, Adeliini, Pimeliini, Cossyphini, а также у части видов триб Opatrini, Helopini, Diaperini, Tenebrionini он колоколовидно расширен к основанию и лишь тонкой перемычкой или бороздкой связан с субментумом. Представители трибы Stenosini имеют поперечный прямоугольный или трапециевидный горловой склерит, расположенный у основания головной капсулы и не достигающий подподбородка почти на 2/3 длины горла.

Поверхность горлового склерита у большинства видов голая, реже покрыта щетинками (род *Blaps*), направленными концами вперед. Она может быть совершенно гладкой, блестящей, шагренированной, пунктированной, морщинистой, зернистой. Горловые швы несут тенториальные ямки (fossa tentorii), представ-

ляющие собой прямые или дуговидные, длинные или укороченные вдавления. Тенториальные ямки могут простираться почти на всю длину горлового склерита (Pimeliini, Crypticini) и могут быть едва развитыми (*A. rufus*). У большинства видов они расположены в средней части шва, но могут быть сдвинуты к его вершине (Bolitophagini, *A. rufus*). У Trachyscelini они расположены на вершинах швов параллельно друг другу.

Верхняя губа (labrum) жуков-чернотелок имеет вид поперечной пластины с сильно склеротизованными верхними покровами. У ряда видов из триб Adeliini, Opatrini, Ulomini, Triboliini, Tenebrionini, Leichenini, Akidini, Melanimonini она в той или иной мере покрыта наличником. У *C. tauricus* расположена в глубокой вырезке наличника. Наружная поверхность верхней губы, в том числе ее передний и боковые края, покрыты большим или меньшим количеством направленных вперед и вверх щетинок. Исключение составляют чернотелки трибы Trachyscelini, у которых она вооружена густыми, усеченными на вершине, направленными вверх щетинками, а ее передний край несет правильный ряд таких же, но редко расположенных щетинок. Внутренняя поверхность губы (эпифаринкс) мембранообразная, несущая ряд сенсорных образований.

Клипеальная мембрана соединяет верхнюю губу с наличником и обеспечивает ее подвижность. У видов с открыто расположенной верхней губой она крепится к заднему краю губы и переднему краю наличника (Helopini, Hypophloeini, Phaleriini, Belopini, Platyscelidini), видна сверху. Если губа покрыта наличником, тогда клипеальная мембрана крепится к его заднему краю и видна только при рассмотрении особи спереди (Crypticini, Tenebrionini – часть, Trachyscelini, Blaptini, Pimeliini, Asidini) или вовсе не видна (Adeliini, Leichenini, Opatrini, Melanimonini).

Верхние челюсти (mandibula) трехгранные, сильно склеротизованные. Внутренняя сторона челюсти режущая. Она представлена сильно развитыми двузубчатой вершиной и молярным выступом у основания, между которыми расположена вырезка (диастема). Наружная сторона с мыщелком у основания снизу и сочленовной впадиной сверху.

Нижние челюсти (maxilla) причленяются к переднему нижнему краю головной капсулы по бокам от основания подбородка посредством Т-образного базального отростка кардо. За исключением видов триб Asidini и Tentyriini, у которых нижние челюсти снизу прикрыты подбородком, у чернотелок они расположены открыто. Нижняя челюсть состоит из основного членика (cardo), стволика (stipes), лопастей галеа и лациния (galea, lacinia), а также пальпигера, несущего 4-члениковый щупик. Лациния на вершине может быть вооружена двойным зубцом (Opatrini, Blaptini, Akidini), простым зубцом (Pymeliini, Tentyriini), не иметь зубца (Helopini) (Медведев, 1990). Последний членик щупиков может быть треугольным, топоровидным, веретеновидным, суженным к вершине.

Ментум (mentum) бывает различной формы и скульптуры. Для триб Tentyriini и Asidini характерен сильно разросшийся подбородок. У всех остальных видов подбородок слабее развит, в связи с чем нижние челюсти лежат открыто. Подбородок может быть округлым, поперечно-овальным, удлиненным, обратнотрапециевидным с загнутыми вниз углами. Для многих видов характерно развитие на нем продольного киля [*Bolitophagus reticulatus* (Linnaeus, 1767), *Diaclina testudinea* (Piller et Mitterpacher, 1783), *Menephilus cylindricus* (Herbst, 1784), *Eledona agaricola* (Herbst, 1783)]. У ряда видов подбородок в большей или меньшей мере прикрывает снизу предподбородок (praementum). У большинства чернотелок прементум расположен открыто.

Субментум (submentum) – 3- или 5-угольный склерит нижней губы, неподвижно сросшийся с головной капсулой. У большинства видов он ограничен

выраженными швами. У видов триб Stenosini, Akidini, Phaleriini, а также у *Uloma culinaris* (Linnaeus, 1758), *Tribolium madens* (Charpentier, 1825) ограничивающие его швы не выражены. У большинства видов субментум полностью вклинивается в стенку головной капсулы. Его передняя часть у Trachyscelini, Melanimonini, Gnathocerini, а также *Tribolium confusum* Jacquelin du Val, 1868*, P. testaceus, Nalassus dermestoides* (Illiger, 1798) выступает за ее передний край, достигая переднего края кардо нижних челюстей. Задний край субментума может быть ограничен вдавлением (*D. boleti*), поперечной щелью (*Tentyria*), а его поверхность может быть вдавленной (*T. madens*).

Антенны (antennae) чернотелок 11-члениковые, за исключением антенн *T. aphodioides*, у которого они состоят из 10 члеников. Поверхность антенны покрыта мелкими обычными или чешуйчатыми (*L. pictum, B. gigas*) щетинками, может быть пунктирована. Для чернотелок характерны следующие антенны: нитевидные (Tentyriini, Bolitophagini, Helopini); расширяющиеся к вершине (Hypophloeini, Adeliini, Phaleriini, Triboliini – род *Palorus*, Crypticini, Diaperini (часть), Tenebrionini – роды *Upis, Neatus,* Belopini (часть); утолщающиеся к вершине (Ulomini, часть видов триб Opatrini, Blaptini, Pedinini, Hypophloeini, Belopini, Triboliini); булавовидные (Leichenini, Toxicini, Trachyscelini, Cataphronetini, Asidini, часть видов триб Tenebrionini, Triboliini, Diaperini); пильчатые (Bolitophagini). Самые короткие антенны у *A. rufus*, достигающие половины длины его головы, самые длинные – у *Odocnemis douei* (Allard, 1876)*, Probaticus subrugosus* (Duftschmid, 1812), у которых они незначительно выступают вершинами за основание переднеспинки. 1-й членик антенны (scapus) массивный, дуговидно изогнутый, утолщен к вершине (у *C. tauricus* в виде плоского треугольника). Он несет на себе остальную часть антенны, обеспечивая ее перемещение в пространстве. У большинства видов чернотелок 2-й членик (pedicellum) самый короткий, 3-й – самый длинный. Их соотношение колеблется главным образом в пределах 1,0 : 1,1 – 1 : 3—4, у *B. gigas* 1 : 10. Исключение составляет ряд видов из триб Cataphronetini, Melanimonini, Trachyscelini, а также *E. agaricola*, у которых 2-й членик превосходит по длине 3-й членик в 1,2—1,6 раза. У *Platyscelis hypolithos* (Pallas, 1781) 2-й членик в 4 раза длиннее 3-го. Членики могут быть удлиненными, поперечными, цилиндрическими, конусовидными, чашевидными, овальными, округлыми, каплевидными, треугольными, угловидными. Если вершинные членики резко расширены по сравнению с предыдущими, тогда атненны характеризуются как булавовидные. Булава может включать в себя 3—6 члеников, быть резко и нерезко обособленной. Для Adeliini характерны тонкие, едва расширенные к вершине антенны с очень большим удлиненно-овальным 11-м члеником.

Сенсорные зоны, расположенные на антеннах, у жуков-чернотелок имеют вид округлых выпуклых, плоских и ямковидных образований, густо покрытых сенсиллами. Они могут быть развиты на одном или нескольких члениках антенны в количестве 1 или 2 сенсилл на одном членике, расположенных на его поверхности сбоку или на вершине. По 2 такие зоны расположены на вершинах 9-го и 10-го члеников у Pimeliini и Akidini, 10-го членика – у Bolitophagini, 8—10-го члеников – у самок *P. tauricus.* У видов рода *Tenebrio* сенсорные зоны расположены на внутренней стороне 4—10-го и на наружной поверхности 8—10-го члеников; при этом наружные сенсорные зоны ограничены гребешковидным рядом щетинок на каждом членике. У *A. diaperinus* сенсорные зоны расположены на внутренней стороне 5—10-го члеников. Размеры сенсорных зон у многих видов увеличиваются на каждом последующем членике. Ямковидные сенсорные зоны характерны для *Blaps lethifera* Marscham, 1802 и *Phtora reitteri* (Seidlitz, 1894). У *B. lethifera* сенсорная зона расположена на наружной поверхности 8-го членика, у *Ph. reitteri* – 11-го членика.

Переднегрудь (prothorax) у большинства видов чернотелок поперечная и лишь у незначительной части удлиненная (Stenosini, Hypophloeini, *Upis ceramboides* Linnaeus, 1758). Верхняя поверхность переднегруди (переднеспинка) в зависимости от очертания и расположения переднего и боковых краев может иметь различную форму. Так, сердцевидная переднеспинка характерна для видов триб Adeliini, Belopini, Blaptini, Melanimonini. Трапециевидная (расширяющаяся к основанию) переднеспинка присуща Diaperini, Trachyscelini, *A. diaperinus*. Сильно закругленные бока переднеспинки у чернотелок триб Tentyriini, Phaleriini, Leichenini, а также *P. subrugosus*, *Gnaptor spinimanus (*Pallas, 1781). У ряда видов ее боковые края бортиковидные, цельнокрайние (Akidini, Asidini, Opatrini – часть), или зазубренные – *B. reticulatus*, *E. agaricola*. Переднеспинка *C. tauricus* в контуре полуовальная, бортиковидная, покрывает голову сверху.

Передний край переднеспинки у большинства видов дуговидно выемчатый или обратнотрапециевидный. Почти прямой он у *T. destructor*, дуговидно выступающий – у *O. haemorrhoidalis*. Основание переднеспинки может быть прямым (Blaptini), дуговидно выемчатым [*O. polita* (Sturm, 1807)], дуговидно выступающим (Diaperini), двухвыемчатым (Toxicini, Opatrini, Dendarini), валиковидным (Cossyphini). Края переднеспинки часто ограничены тонким кантиком равномерной или неравномерной ширины, сплошным или прерванным. Передний край у большинства видов окаймлен только по бокам. Редко он совсем неокаймленный (Stenosini). Основание чаще окаймлено полностью, но может быть окаймленным только по бокам или быть гладким (*Blaps, Oodescelis*). Окаймленная вдоль всего периметра переднеспинка характерна для видов трибы Crypticini, *A. diaperinus*, совсем неокаймленная – для *D. formicophilus* Breit, 1914.

Углы переднеспинки неодинаково развиты как у одной особи, так и у разных видов. Они характеризуются как выступающие острые, прямые, тупые, закругленные. Поверхность переднеспинки может быть уплощенной, сильно или слабо выпуклой, иметь вдавления, бороздки, бугорки, валиковидные образования, сочетающиеся с крупной или мелкой, простой или сложной пунктировкой.

Боковые края, отделяющие поверхность переднеспинки от подогнутой части переднегруди, бывают острыми, тупыми и сглаженными. Подогнутые части переднегруди (проплевры) ограничены боковыми краями переднеспинки и тергостернальными швами. Поверхность проплевр у большинства видов варьирует от едва вогнутой до слабо выпуклой. Она может быть также сильно выпуклой (Belopini, Phaleriini, Tenebrionini – часть) или продольно желобовидно вогнутой (Asidini, Crypticini). Ряд видов имеют поперечное вдавление у заднего края проплевры, служащее для вкладывания бедра (Triboliini – часть, *S. punctiventris*, *E. agaricola*). У тазиков поверхность выпуклая, гладкая. Исключение составляют несколько видов, у которых скульптура поверхности проплевры у тазика такая же, как всей остальной поверхности проплевры (*C. lucifuga, O. sabulosum, G. pygmeum*). У видов трибы Cossyphini проплевры значительно выступают за край отростка стернита переднегруди, плотно смыкаясь друг с другом. У *Diaperis boleti* развиты поперечные выпячивания у тазиков. Скульптура проплевр разнообразна. Их поверхность может быть слабо- или грубоморщинистой, морщинисто-точечной, в простой или двойной пунктировке, зерновидных или ямковидных точках, в зерновидных точках со щетинкой или чешуйкой на вершине, в многогранных точках со щетинкой на дне, в морщинах с зерновидными утолщениями или почти гладкой.

Тергостернальные швы у большинства видов выражены, могут быть грубыми (*U. ceramboides*) или тонкими (*Laena pulchella* Fischer-Waldheim, 1824). Не выражены швы у видов триб Cossyphini, Hypophloeini (часть), *Laena retteri* Weise, 1877, *E. agaricola* и др.

Стернит переднегруди может быть длинным и укороченным, сильнее или слабее выпуклым. Его скульптура часто сходна со скульптурой проплевр. У ряда видов он снабжен несколькими парами или рядами длинных щетинок (*Crypticus*, *Tribolium*, *Phaleria*). Иногда на нем имеется продольный киль (*E. agaricola*) или шип спереди (*D. boleti*), у Diaclina fagi (Panzer, 1799) развито вдавление для вкладывания бедер.

Отросток стернита переднегруди расположен между передними тазиками. Его внутреняя часть образует края тазиковых впадин. Наружная часть отростка может быть трех типов. Если тазики крупные и сильно выступающие, то поверхность отростка дуговидная (Tentyriini, Adeliini, Blaptini – часть, Opatrini – часть) или прямая с отвесным клиновидным задним краем (Phaleriini, Pedinini, Asidini). Если тазики погружены в тело, то поверхность отростка прямая, пластинчатая (Cossyphini, Diaperini – часть, Stenosini, Belopini и др.). Поверхность отростка может быть окаймленной, бороздчатой, пунктированной, опушенной, голой, языковидной, ланцетовидной. Вершина отростка может быть расширенной, округлой, плоской, носовидной, клиновидной. У части видов триб Ulomini, Akidini, Diaperini, Blaptini вершина отростка выступает за край переднегруди.

В строении среднегруди (mesothorax) для диагностики используется форма и скульптура ее стернита, щита, или скутума (scutum), щитка, или скутеллума (scutellum). Стернит среднегруди отделен от эпистерн и эпимер четко выраженными швами. У чернотелок его поверхность может быть прямой (Triboliini – часть, Belopini – часть, Platyscelidini); со средним изгибом, т. е. его поверхность у тазиков выпуклая (Triboliini, Blaptini – часть, Opatrini – часть); с большим изгибом, т. е. поверхность у средних тазиков сильно выпуклая или почти перпендикулярно загнута вниз. В последнем случае у тазиков или между ними развито желобовидное или клиновидное вдавление (Alphitobiini, Akidini, Diaperini – часть, Helopini – часть и др.). Редко вниз загнут только средний отросток (Trachyscelini). Передняя часть стернита может иметь продольный киль, расположенный посередине, или мозолевидное образование у переднего края, что характерно практически для всех видов, имеющих сильный изгиб стернита. Если стернит не имеет изгиба, киль отсутствует или очень укорочен.

Склеротизованная часть тергита среднегруди (рис. 1, *а*) сочленена с обоими надкрыльями, она обеспечивает его упругость, особенно во время полета. У чернотелок здесь максимально развиты скутум и скутеллум (рис. 1, *б*). Поверхность скутума у разных видов сильнее или слабее опушена. Его скульптура разнообразна. Для многих видов чернотелок характерно развитие на поверхности скутума тонкого продольного киля, обозначенного Дж. Дойеном (Doyen, 1966) для *T. molitor* как suturua mesothoraxic. Скутум *P.* c*hrysomeloides* (рис. 1, *г*) несет 3 продольных киля. У *Eledonoprius armatus* (Panzer, 1779) (рис. 1, *д*) скутум приобрел более сложную форму, имеет большее количество килевидных образований. В связи с тем, что многие виды чернотелок утратили способность к полету или имеют к этому выраженную тенденцию, морфология данной части тергита у них претерпела значительные изменения. Так, у видов из родов *Opatrum*, *Gonocephalum*, *Ammobius* он образует хорошо развитый поперечный киль (рис. 1, *в*). У почвенных видов из триб Blaptini, Platyscelidini, Pedinini, имеющих крупное тело и давно утративших крылья, основное развитие получил скутум (рис. 1, *е*). Он широкий (ширина в 6—7 раз превосходит длину), короткий, плоский, полностью покрыт переднеспинкой. У другой части видов переднеспинка примыкает к основанию надкрылий, может упираться в них; скутум у таких чернотелок имеет больший или меньший изгиб либо желобовидно вдавлен перед вершиной. У видов трибы Stenosini скутум имеет значительную длину. Скутеллум по форме треугольный, пятиугольный, овальный, бокаловидный, ланцетовидный.

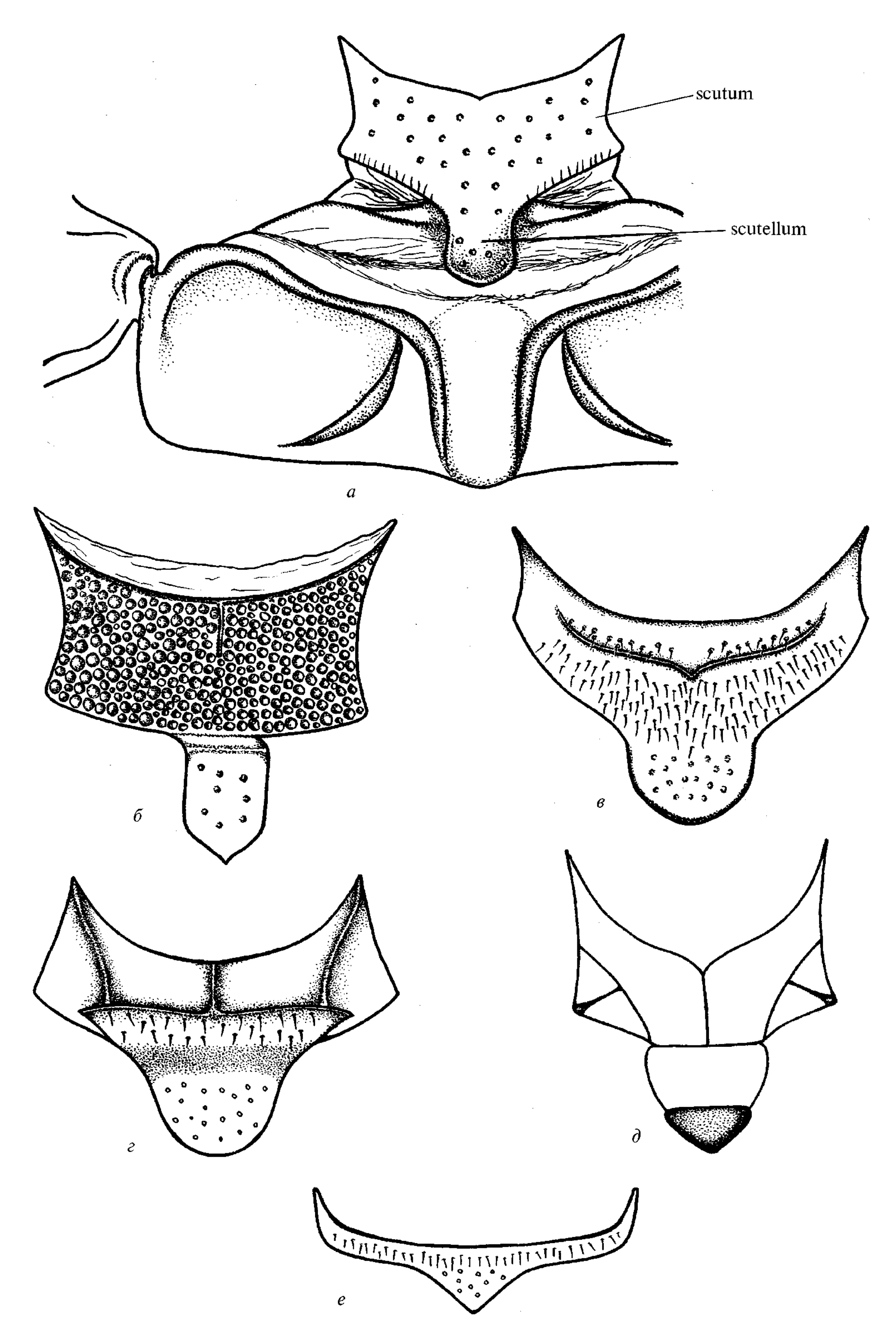


Рис. 1. Детали строения среднегруди жуков-чернотелок: *а* — *Leichenum pictum*, тергит; *б* — *Diaclina fagi*, скутум и скутеллум; *в* — *Opatrum riparium*, то же; *г* — *Pentaphilus chrysomeloides*, то же; *д* — *Eledonoprius armatus*, то же; е — *Pedinus borysthenicus*, то же.

Fig. 1. Morphological features of mesothorax of tenebrionid beetles: *а* — *Leichenum pictum*, tergite; *б* — *Diaclina fagi*, scutum and scutellum; *в* — *Opatrum riparium*, same; *г* — *Pentaphilus chrysomeloides*, same; *д* — *Eledonoprius armatus*, same; *е* — *Pedinus borysthenicus*, same.

Надкрылья видов, утративших способность к полету (Asidini, Akidini, Blaptini, Pimeliini и др.), сильно выпуклые, неподвижно сочленены со скутумом и эпистернами, плотно состыкованы по шву, образуют субэлитральную полость, в которую открываются дыхальца брюшных сегментов. Надкрылья ряда нелетающих видов имеют выросты на вершине (Blaptini, Helopini). Летающие чернотелки имеют менее выпуклые надкрылья (Diaperini, Tenebrionini, Ulomini, Bolitophagini). Для Hypophloeini характерны укороченные надкрылья, в связи с чем пигидий выглядит открытым. Основание надкрылий более или менее погружено под основание переднеспинки, может быть уже или шире последнего.

Боковая часть надкрылья, отделенная тонким рубчиком от его верхней поверхности, называется эпиплеврой. Эпиплевры могут достигать и не достигать вершины надкрылий. Поверхность надкрылий может быть голой и густоопушенной. Ее скульптура разнообразна: слабо выраженная морщинистость в сочетании с пунктировкой характерна для Tentyriini, Blaptini, Crypticini; рассеянная пунктировка отмечена для вида *P. testaceus*; густая спутанная – присуща видам трибы Platyscelidini; реже поверхность надкрылий несет вдавления разной формы (*U. ceramboides*) или извилистые возвышения [*Melanimon tibialis* (Fabricius, 1781)]. Наиболее обычны для чернотелок надкрылья с продольными рядами точек. У большинства видов на одном надкрылье имеется 9 длинных рядов и 1 укороченный (прищитковый) ряд точек. Редко их 8 (Dichillus) или 10 (Adeliini). Точки в рядах могут быть круглыми и удлиненными, раздельными или сливающимися. В последнем случае они образуют точечные бороздки. Иногда точки в рядах щетинконосные [*Gonocephalum rusticum* (Olivier, 1811)*, S. punctiventris*] или имеют вид удлиненных зерен [*Opatrum triste* (Steven, 1829)]. Междурядья чаще всего покрыты простой или сложной пунктировкой. У ряда видов точки в междурядьях выстроены в ряды (Stenosini, Adeliini). Для *S. hirtulum* характерны правильные ряды зернистых образований с дуговидной щетинкой на вершине, образующей петлю. Нередко междурядья снабжены килевидными продольными образованиями. Кили могут быть укороченными и длинными, сплошными и прерывистыми, острыми и зазубренными на вершине (Bolitophagini, Akidini, Triboliini, Diaperini). Некоторые чернотелки имеют на поверхности надкрылий продольные ребра (Pimeliini, Cossyphini). Бортиковидные образования характерны для Cossyphini и Akidini. Цветовой рисунок в виде перевязей и пятен характерен для Phaleriini, Diaperini. Весьма разнообразен волосяной покров надкрылий. Так, у *E. agaricola* часть зубчиков на вершинах килей несут редуцированные щетинки. Покров надкрылий *L. pictum* состоит из чешуек и чешуевидных щетинок. У ряда видов щетинки расположены на рашпилевидных или зерновидных образованиях [*A. rufus, A. lutosa* (Solier, 1836)]. Плечевые углы надкрылий у многих видов прямые, иногда выступающие, загнуты вниз, вооружены зубчиком.

Большинство чернотелок утратило способность к полету. В связи с этим крылья у части видов редуцированы (Tentyriini, Asidini, Pimeliini и др.). Крылья чернотелок триб Helopini, (*Helops coeruleus steveni* Krynicry, 1834*, P. subrugosus, O. douei*), Phaleriini и др. представлены коротким перепончатым рудиментом. Виды триб Trachyscelini, Opatrini, Melanimonini, Crypticini и др. имеют значительно развитые крылья, но не способны к полету. К летающим относится большинство лесных и синантропных видов (Tenebrionini, Triboliini, Bolitophagini, Diaperini и др.), имеющих крылья с жилкованием кантароидного типа.

Стерниты средне- и заднегруди образуют средние тазиковые впадины. Если наружные отростки стернитов непосредственно сомкнуты друг с другом, тазиковые впадины называются замкнутыми. Если между отростками есть щель и впадины достигают эпимер среднегруди, они называются открытыми. В щели открытой тазиковой впадины расположен трохантин – мелкий дуговидно изогнутый склерит (рис. 2, *а*, *в*), скользящий по мыщелку среднего тазика (рис. 2, *а*, *б*, *г*).

Препарирование замкнутой впадины и среднего тазика у *U. rufa* показывает, что мыщелок на тазике и трохантин у него имеются (рис. 2, *г*, *д*), но очень уменьшены и погружены в глубину впадины. Вопрос о развитии трохантина у других видов с замкнутыми тазиковыми впадинами требует дальнейшего изучения.

Для группы видов, имеющих хорошо развитые крылья и способных к полету, характерны замкнутые тазиковые впадины. Трохантин у них снаружи не виден. Заднегрудь по длине в несколько раз превышает продольное сечение среднего тазика.

Для ряда видов, имеющих развитые крылья, но уже не способных к полету, и видов с редуцированными крыльями, т. е. бегающих, характерны открытые средние тазиковые впадины, хорошо развитый, расположенный снаружи трохантин и развитый мыщелок на среднем тазике. Заднегрудь чернотелок этих видов по длине может быть едва короче продольного сечения среднего тазика (Blaptini, Platyscelidini) или незначительно его превосходить (Pedinini, Helopini, Stenosini).

Исключение в обеих группах составляют немногие виды. Так, *L. pictum* и *D. testudinea* имеют укороченную заднегрудь и расположенный снаружи трохантин, но еще сохраняют крылья. У Belopini при удлиненной заднегруди и функционирующих крыльях трохантин виден снаружи. У бескрылых Asidini и Tentyriini трохантин снаружи не виден.

Стернит заднегруди чернотелок в большей или меньшей мере пересечен срединной бороздкой, начинающейся у середины заднего края. На внутренней поверхности заднегруди, противоположно бороздке, расположен продольный гребень такой же длины. У крылатых видов, особенно способных к полету, бороздка хорошо развита, а задний край стернита — посередине с глубокой угловидной вырезкой. У ряда видов с редуцированными крыльями бороздка отсутствует (*B. tibialis, Prosodes obtusa, Asida lutosa, D. formicophilus*) или едва намечена (*S. punctiventris, P. subrugosus, H. coeruleus*), иногда она замещена вдавлением у середины заднего края (Platyscelidini), реже хорошо развита.

В систематике чернотелок используются морфологические особенности видимых стернитов брюшка, которые, начиная от заднего края задних тазиков,

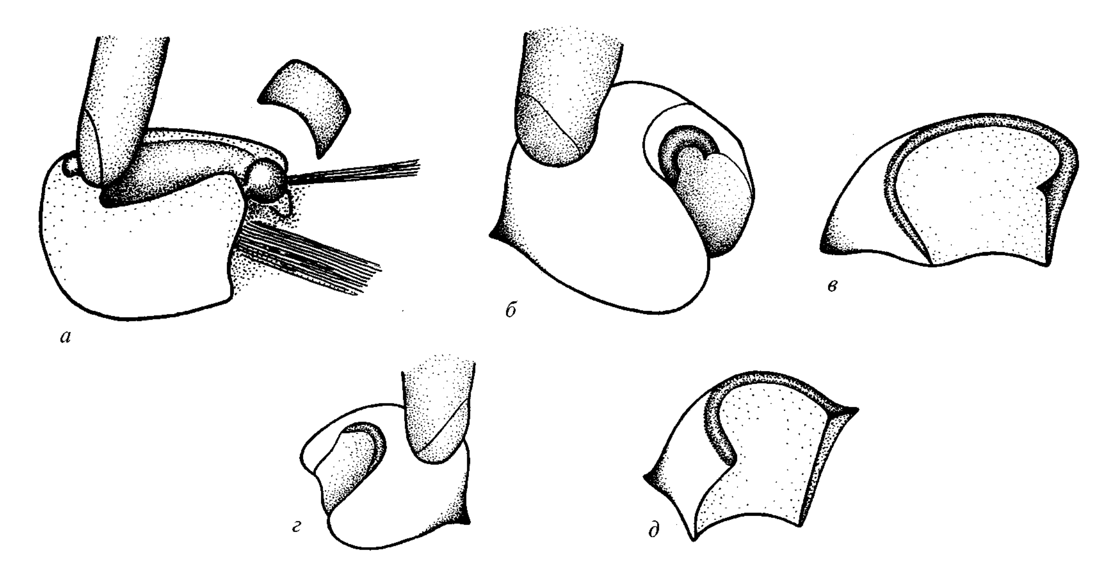


Рис. 2. Тазик средней ноги и трохантин жуков-чернотелок: *а* — *Melanimon tibialis*, тазик, трохантин; *б* — *Uloma culinaris*, тазик; *в* — *U. culinaris*, трохантин; *г* — *U. rufa*, тазик; *д* — *U. rufa*, трохантин.

Fig. 2. Mid coxa and trochantin of tenebrionid beetles: *а* — *Melanimon tibialis*, coxa, trochantin; *б* — *Uloma culinaris*, coxa; *в* — *U. culinaris*, trochantin; *г* — *U. rufa*, coxa; *д* — *U. rufa*, trochantin.

обозначаются как 1—5-й, хотя соответствуют III—VII истинным стернитам. У представителей триб Tentyriini, Asidini, Stenosini, Cossyphini, Belopini все стерниты брюшка соединены неподвижно. Остальные чернотелки имеют неподвижными только 1—3-й видимые стерниты, между последними видимыми стернитами (3-м и 4-м, 4-м и 5-м) развиты эластичные межсегментные мембраны. Для этой группы чернотелок характерны парные защитные железы, открывающиеся у заднего края 5-го стернита. Отросток 1-го стернита у летающих видов клиновидный или сильно суженный кпереди; тазики последней пары ног сближены. У бегающих видов отросток широкий, иногда почти параллельносторонний; расстояние между тазиками равняется его ширине. Ряд видов имеет вдавленные 1—3-й и 5-й стерниты, щетинистое пятно на 1—4-м или на границе 1-го и 2-го видимых стернитов брюшка. Стерниты брюшка ряда видов могут иметь бугорки или мозолевидные выпячивания.

VIII сегмент тела у чернотелок расположен внутри субэлитральной полости. У самцов и самок он представлен слабо склеротизованными, пластинчатыми, соединенными друг с другом стернитом и тергитом. Мембранозную сумку, в которой расположен эдеагус, снизу поддерживают 2 тонких склерита, слитых друг с другом передними концами (spiculum gastrale). Эдеагус состоит из 2 частей: наружной (тегмента) и внутренней (пениса). Тегмент, в свою очередь, подразделен на базальную (фаллобаза) и вершинную (парамеры) части. Парамеры могут быть слитыми и раздельными. Существует 2 типа эдеагусов по положению в состоянии покоя: инвертный (тегмент расположен вентрально, пенис − дорсально) и неинвертный (тегмент расположен дорсально, пенис − вентрально).

Длина ног чернотелок обычно увеличивается от первой к последней паре. Передние тазики округлые; могут быть сильно выпуклыми относительно поверхности переднегруди или погруженными в нее (*S. metallicum*). Средние тазики округлые или поперечно-вытянутые, имеют мыщелок, по которому скользит склерит трохантин; задние тазики − поперечные, редко расположены под углом к продольной оси тела [*Crypticus quisquilius* (Linnaeus, 1761)]. У летающих видов тазики расположены ближе друг к другу, у нелетающих − шире расставлены. У части видов тазики вооружены клиновидным выпячиванием, расположенным на внутренней стороне.

Бедра по форме бывают прямые, дуговидно изогнутые, веретеновидно выпуклые (Belopini, Adeliini), щитовидно выпуклые (Trachyscelini). Бедра чернотелок родов Pentaphyllus и Corticeus имеют парные выросты у вершины.

Форма и вооружение голеней зависят от размеров тела, особенностей условий обитания, способности или неспособности чернотелок к полету. У многих видов существует половой диморфизм в строении голеней. На вершине голени у представителей большинства видов расположены по 2 сочленовных шипа, называемых шпорами. Исключение составляют *C. tauricus*, *D. formicophilus* (шпоры отсутствуют), *P. subdepresus* и *P. depressus* (развита только одна длинная шпора), *G. spinimanus* (у самок шпоры замещены одним мощным коготком, у самцов одна шпора превращена в коготок, вторая − сильно укорочена), *C. unicolor* (одна из шпор крючковидная).

У видов с крупным телом, использующих для укрытий подстилку или населяющих почвы легкого механического состава и др., голени длинные, тонкие, слабо расширены к вершине (Blaptini, Tentyriini, Pimeliini). Мелкие чернотелки, населяющие песчаные почвы, имеют лопастевидные передние голени [*T. aphodioides, L. pictum, Phaleria pontica* (Semenov, 1901)*, M. tibialis*]. Для большинства видов характерны треугольно расширенные к вершине голени с хорошо развитым наружным углом у вершины. Нижняя поверхность голеней у ряда видов несет продольное понижение, разделяющее ее на 2 грани (Pedinini, Tenebrio).

Для чернотелок триб Ulomini, Opatrini свойственно желобовидное вдавление, расположенное на верхней или нижней поверхности голени. Передние голени могут быть 3-гранными (*P. subglobosa*) или все голени выглядят 4-гранными (*U. ceramboides*). Средние и задние голени часто S-образно изогнутые или прямые, слабо расширены к вершине. У самцов ряда видов передние и средние голени дуговидные, с густыми щетинками у вершины внутреннего края, или щетинки покрывают большую его часть.

Лапки передних и средних ног состоят из 5, задние — из 4 члеников. Последние членики всегда удлиненные, на вершине снабжены 2 коготками; базальные членики могут быть удлиненными и поперечными, параллельносторонними, треугольными, с дуговидно выступающими боковыми краями. Подошвенная сторона лапки у большинства видов покрыта крепкими щетинками вдоль боковых краев. У самцов ряда видов подошва отдельных члеников передних и средних лапок несет щетку густых щетинок (Pedinini, Helopini, Platyscelidini). Членики всех лапок *C. quisquilius* имеют по 2 ряда тонких шипов в виде пилочки. У видов, обитающих в толще субстрата или в песчаных почвах, лапки передних ног слабо развиты; У *T. aphodioides* они почти утратили свою функцию.

Таким образом, изучение морфологических особенностей чернотелок фауны Украины позволило получить информацию, необходимую для выяснения вопросов филогении и эволюции семейства.

Крыжановский О. Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. — М. ; Л. : Наука, 1965. — 41 с.

Медведев Г. С. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae). Подсемейство Opatrinae. Трибы Platynotini, Dendarini, Pedinini, Dissonomini, Pachypterini, Opatrini (часть) и Heterotarsini. — Л. : Наука, 1968. — 28 с. — (Фауна СССР; Т. 19, вып. 2).

Медведев Г. С. Определитель жуков-чернотелок Монголии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1990. — **220**. — 254 с.

Медведев Г. С. Эволюция и система жуков-чернотелок трибы Blaptini (Coleoptera, Tenebrionidae // Чтения памяти Н. А. Холодковского. — СПб., 2001. — Вып 53. — 331 с.

Doyen J. T. The skeletal anatomy of Tenebrio molitor (Coleoptera: Tenebrionidae) // Miscell. Public. Entomol. Soc. Amer. — 1966. — **5**, N 3. — P. 103—150.